УДК 595.773.4:591.35

РАЗВИТИЕ ЖИРОВОГО ТЕЛА У ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ МУХИ КОМНАТНОЙ — *MUSCA DOMESTICA* L. (DIPTERA, MUSCIDAE)

Л. В. Карпенко

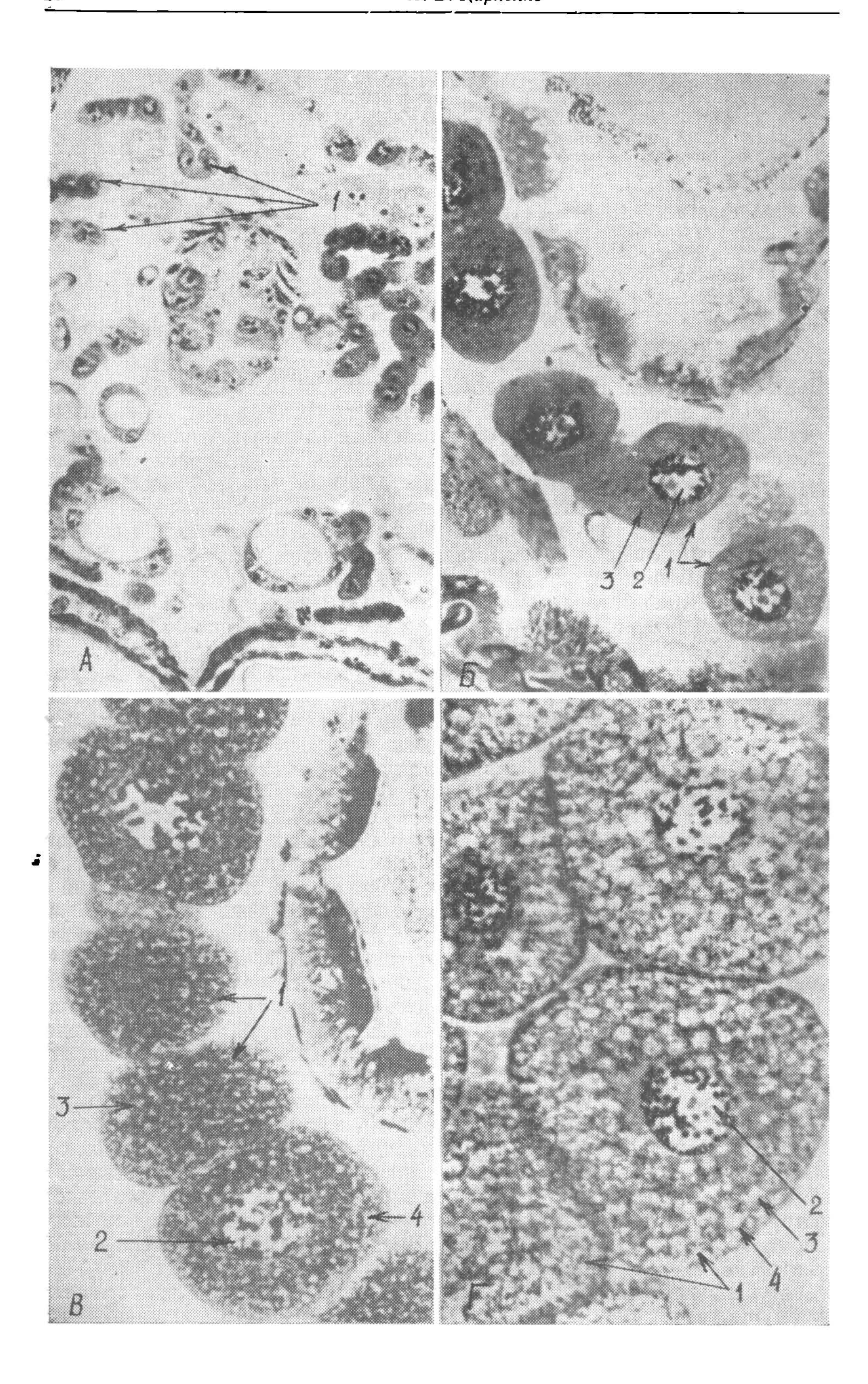
(Киевский государственный университет)

Выяснение роли жирового тела в онтогенезе синатропных мух чрезвычайно важно для правильного понимания закономерностей динамики численности популяций этих насекомых в природе, для токсикологических и других исследований, для обоснования и разработки мер борьбы с мухами. В литературе имеется немало сведений о жировой ткани личинок и куколок синантропных мух. Однако данные недостаточны. В последние годы проведен ряд биохимических и гистохимических исследований жирового тела некоторых видов мух (Stay, 1959; Wiesmann, 1963; Butterworth, Bodenstein, King, 1965; Monowar, Shafiq, 1965; Wimer, Lumb, 1967; Wimer, 1969; Evans J, 1967; Martin, Kinnear,Thomson, 1969). В доступной нам литературе, за исключением упоминаний О. И. Солодовниковой (1967) и исследования Далхелма (Dählhelm, 1967) на синей мясной мухе (*Calliphora erythrocephala* Mg.), нет работ по изучению развития, накопления и расходования резервов жирового тела синантропных мух на преимагинальных стадиях, а также состояния жирового тела при различных условиях питания и содержания личинок. Поэтому были проведены исследования, в которых мы пытались проследить характер и последовательность морфо-физиологических изменений в жировом теле мух.

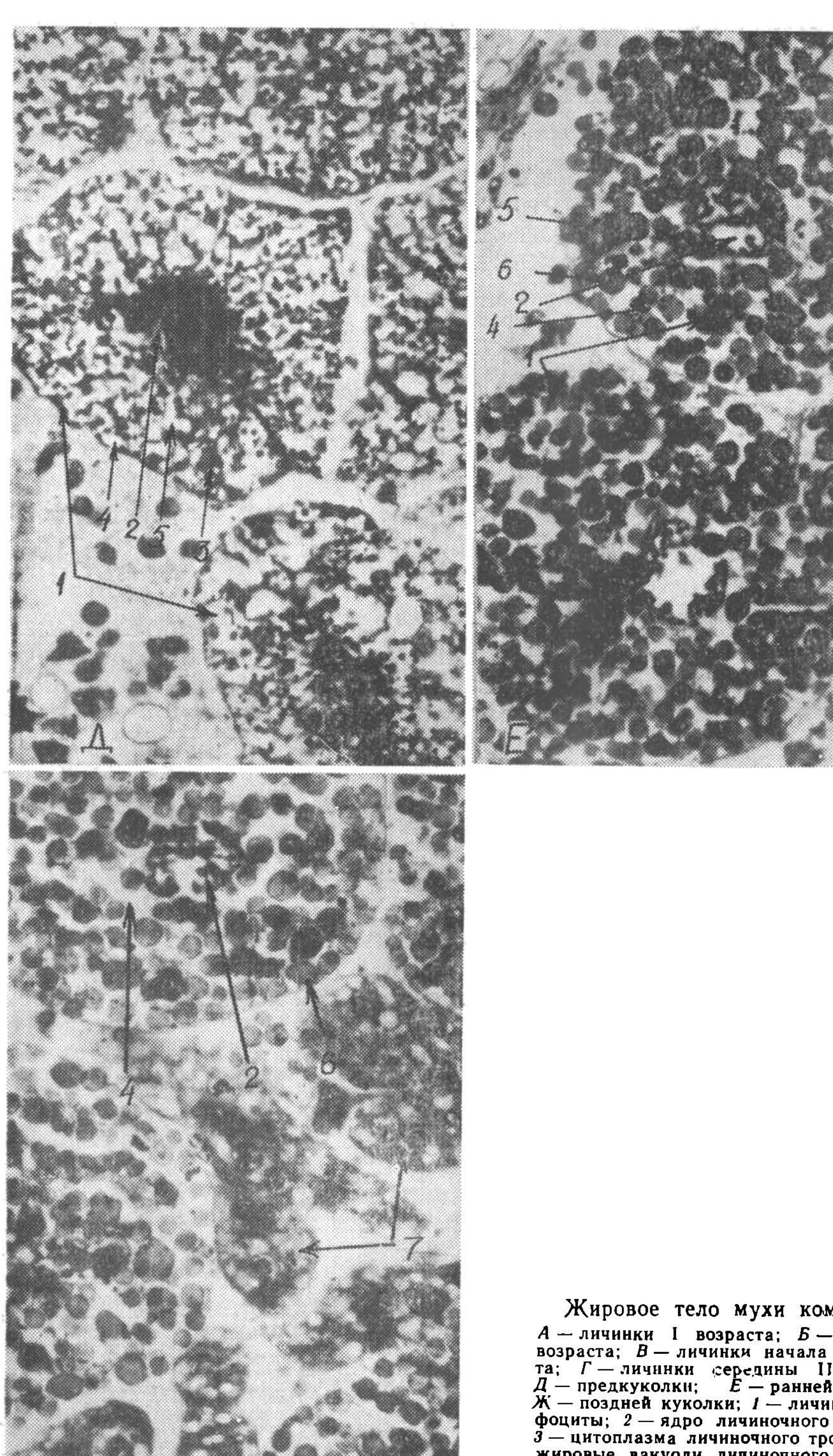
Объектом исследования служили мухи комнатные (*Musca domestica* L.) из лабораторной культуры, содержащиеся в условиях, близких к оптимальным. Личинок и куколок фиксировали ежесуточно с момента вылупления в смеси Буэн — Дюбоск — Бразиля, Карнуа, Шабадаша и формалин — кальции по Беккеру. Парафиновые срезы толщиной 6 *мк* окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну для получения общей картины жирового тела; реактивом Шифф-иодная кислота — для определения гликогена; бромфеноловым синим — сулемой — для изучения белковых соединений; суданом III и нильским голубым — для выявления жиров (Роскин, Левинсон, 1957; Пирс, 1962). Гистохимические реакции на жиры проводили с отпрепарированными дольками жирового тела.

Жировое тело синантропных мух представлено двумя различными по происхождению, строению, а отчасти и по функциям образованиями: личиночным жировым телом, функционирующим у личинок, куколок и разрушающимся у имаго в течение первых трех-четырех дней жизни, и имагинальным, которое у личинок и куколок находится в зачаточном состоянии, а у имаго разрастается и функционирует вместо личиночного (Evans A., 1935; Cwilich, Mer, 1954; Wiesmann, 1963; Dählhelm, 1967; Evans, 1967 и др.).

У личинок комнатных мух после вылупления из яиц в полости тела преимущественно последних сегментов имеются небольшие дольки, цепочки личиночной жировой ткани, образовавшейся в эмбриональный



A
1
Б
3
2
1
1
В
1
3
2
4
Г
2
3
4
1



Жировое тело мухи комнатной:

А — личинки I возраста; *Б* — личинки II возраста; *В* — личинки начала III возраста; *Г* — личинки середины III возраста; *Д* — предкуколки; *Е* — ранней куколки; *Ж* — поздней куколки; *1* — личиночные трофоциты; *2* — ядро личиночного трофоцита; *3* — цитоплазма личиночного трофоцита; *4* — жировые вакуоли личиночного трофоцита; *5* — мелкие белково-гликогенные гранулы; *6* — крупные жиро-белково-гликогенные гранулы; *7* — имагинальные трофоциты.

Развитие личиночного и имагинального жирового тела у мухи комнатной

Возраст, сутки	Стадия развития	Диаметр клеток жирового тела, *мк* личиночного	имагинального
	Личинка		
1	I возраста	7,32±0,21× 6,22±0,16	—
2	II »	34,37±0,96×27,35±0,69	—
3	III »	58,10±0,77×43,03±1,09	—
4	То же	87,23±2,26×67,78±1,39	—
5	» »	89,48±2,26×68,35±1,60	—
6	» »	97,07±2,60×69,78±2,00	—
7	» »	98,96±1,29×75,50±1,96	—
8	Предкуколка	101,53±1,68×78,36±1,74	—
8	Белая куколка	102,10±1,80×82,08±1,79	—
9	Куколка	102,92±1,60×83,80±2,57	—
11	То же	112,11±2,69×85,43±1,92	—
13	» »	112,25±3,77×82,99±2,09	9,00±0,33× 5,48±0,13
15	» »	103,73±3,86×77,36±2,09	17,45±0,53×12,19±0,55
16	Имаго	101,53±2,66×72,07±2,15	20,36±0,52×13,43±0,35

период (рисунок, *А*). Жировые клетки (трофоциты) сравнительно мелкие (таблица), часто округлые, иногда угловатые, с одним ядром и узким кольцом цитоплазмы. Ядро относительно велико, оно занимает от 1/2 до 2/3 клеточного пространства. Цитоплазма трофоцитов мелкозернистая. При гистохимическом исследовании в клетках личиночного жирового тела только что отродившихся личинок нейтральный жир не обнаружен. Далхелм (1967) получил подобные результаты, изучая жировое тело личинок *Calliphora erythrocephala* Mg.

С началом питания личинок объем жировой ткани увеличивается. Жировое тело занимает при этом характерное расположение: разделенные на две половины однослойные лопасти, объединенные дорсально в области последних сегментов. Разрастаясь, жировое тело образует складки и заполняет бо́льшую часть полости тела между кишкой и гиподермой; наиболее развито оно в абдоминальных сегментах. Объем жировой ткани увеличивается главным образом за счет роста жировых клеток и аккумуляции в них резервных отложений. Первым видимым резервным веществом, накапливающимся у личинок мух, является жир. После первой линьки в жировом теле личинок комнатных мух наряду с резким увеличением размеров клеток происходят заметные изменения в цитоплазме (рисунок, *Б*). Она становится темной, крупнозернистой, пенистой. Затем появляются мелкие жировые вакуоли. После второй линьки их число и размеры быстро увеличиваются.

По мере питания личинок III возраста процесс накопления жировых резервов становится более интенсивным и гистологическая картина жировой ткани непрерывно изменяется. Клетки и их ядра увеличиваются, жировые вакуоли увеличиваются от 2,11±0,03×1,61±0,02 *мк* в начале III личиночного возраста (рисунок, *В*) до 8,77±0,29×8,15±0,26 *мк* в его середине (рисунок, *Г*); цитоплазма клеток уплотняется, становится более грубозернистой и все больше оттесняется многочисленными жировыми вакуолями — они в этот период являются преобладающим элементом трофоцитов. В результате гистохимического исследования было установлено наличие в них нейтрального жира, окрашивающегося нильским голубым в розовый, а суданом III в оранжевый цвет.

Незадолго до прекращения питания личинки в цитоплазме трофоцитов, окружающей ядро и вакуоли, накапливается гликоген. В то время как реакция на гликоген в трофоцитах личинок младших возрастов отрицательна (хотя он имеется в мускулатуре, нервной системе и в других органах), у личинок III возраста в личиночном жировом теле четко заметны мелкие зерна, дающие положительную реакцию на гликоген.

Как только личинки перестают питаться, строение клеток жирового тела изменяется. В петлях цитоплазмы, окружающих вакуоли, вначале ближе к периферии, а затем и по всей клетке заметны мелкие, приблизительно одинаковые (диаметром около 1,24 *мк*), округлые гранулы, окрашиваемые гематоксилином в черный цвет и дающие положительную реакцию на белок и гликоген (рисунок, *Д*). В течение двух-трех суток белково-гликогенные гранулы накапливаются в клетках. У предкуколки число их на срезе через одну клетку достигает 250. Таким образом, резервы жирового тела предкуколки представлены жировыми каплями, гликогеном цитоплазмы и большим количеством белково-гликогенных гранул, которые позднее образуют скопления по 3—7 шт. Одновременно заметно уменьшается число жировых капель.

Для мух, как и для других насекомых с полным превращением, на фазе куколки характерно протекание двух противоположных процессов: гистолиза личиночных тканей и гистогенеза. При гистолизе лопасти жирового тела распадаются, так что у куколок и в дальнейшем у имаго клетки личиночного жирового тела свободны. В голове и груди они плавают в гемолимфе, а в брюшке, где эти клетки многочисленны, сжимают друг друга. Клеточная оболочка становится тонкой и едва видна.

У куколок в трофоцитах появляется новый тип включений — крупные (около 9,92 *мк* в диаметре) гранулы. Они окрашиваются гематоксилином в темно-серый цвет; при этом явственно обнаруживается неоднородность их структуры: гранулы кажутся состоящими из нескольких меньших шаров, покрытых оболочкой; при применении других фиксаторов и красителей внутри гранул также видны три — семь «дочерних шаров». Спустя несколько часов с момента образования куколки гранулы приобретают правильную шаровидную форму с четкими границами и окрашиваются в более темный цвет.

Благодаря ассимиляции находящихся в полости тела при гистолизе растворенных веществ в трофоцитах изменяется состав и структура первоначальных жировых отложений. Одна часть жиров не изменяется, другая (бóльшая) — превращается из нейтральных в кислые (что подтверждается реакцией с нильским голубым). Белково-гликогенные комплексы, присоединяясь к окисленным жировым каплям, образуют сложные группы резервных веществ, имеющие вид крупных гранул.

Применение различных фиксаторов и красителей позволяет обнаружить неоднородный состав гранул. Голубой цвет при окрашивании нильским голубым свидетельствует о наличии в них кислых жиров. В состав крупных гранул входят также белки, т. к. гранулы окрашиваются бромфеноловым синим — сулемой в синий цвет, и гликоген, который выступает в виде мелких малиновых глыбок на поверхности гранул при окрашивании реактивом Шифф-иодная кислота; сами гранулы при этом становятся розовыми. По-видимому, можно говорить о том, что крупные гранулы у мухи комнатной представляют собой сложные жиро-белково-гликогенные комплексы.

Природу подобных гранул разные авторы трактуют по-разному. Голланд (Hollande, 1914) подробно исследовал их у ванесс (*Vanessa* F.); Закольская (Zakolska, 1929) установила, что у мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) это — жиро-белковые образования. К. И. Ларченко

(1956) в жировых клетках лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.), озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.), колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и других насекомых также определила крупные гранулы жирового тела как жиро-белковые. Е. С. Куприянова (1960, 1963), О. И. Солодовникова (1967), ссылаясь на данные предыдущих авторов, тоже называют крупные гранулы трофоцитов мух жиробелковыми. С. Ф. Ермоленко (1963) на хищном жуке *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. и Д. Б. Царичкова (1968) на комарах рода *Aedes* обнаружили, что подобные гранулы содержат жиро-белково-гликогенные комплексы. Виссманн (Wiesmann, 1963) и Далхелм (1967), применившие гистохимическую методику для изучения резервов жирового тела соответственно мухи комнатной и синей мясной мухи, называют крупные гранулы трофоцитов этих мух «белково-жирно-кислыми с гликогенными включениями». Таким образом, наши данные о характере крупных гранул вполне согласуются с результатами, полученными последними авторами. Вероятно, отсутствие единой методики исследований ведет к описанию разными авторами даже у близких групп насекомых различных включений и более детальное биохимическое изучение жирового тела насекомых позволит обнаружить в нем большое количество разнообразных включений (Kilby, 1963).

По нашим наблюдениям, в клетках жирового тела комнатных мух в середине периода развития куколки преобладают плотно лежащие друг возле друга крупные гранулы. Жировые вакуоли, окруженные мелкими гранулами, немногочисленны (рисунок *Е*). К концу периода развития куколки объем личиночного жирового тела начинает уменьшаться. В некоторых участках отдельные жировые клетки уменьшаются в размерах, в них изменяется плотность крупных гранул, которые окрашиваются в более светлые тона и исчезают. Особенно заметно уменьшается количество трофоцитов в голове, груди и конечностях, но бо́льшая часть личиночного жирового тела куколки переходит в имаго.

Как видим из изложенного, в процессе метаморфоза мухи комнатной личиночное жировое тело не остается неизменным. В начальный период развития куколки, когда преобладает гистолиз личиночных тканей, в жировые клетки поступают и преобразуются в них резервные вещества, часть которых в последующий период гистогенеза используется для роста имагинальных тканей и органов. Имагинальное жировое тело, зачатки которого встречаются еще у личинок в области абдоминальных сегментов вблизи гиподермы, во второй половине периода развития куколки лежит в голове, груди и брюшке в виде небольших скоплений между личиночными трофоцитами. Это — сравнительно мелкие (около $9{,}0 \pm 0{,}33 \times 5{,}48 \pm 0{,}13$ *мк*) двуядерные клетки с густой темной цитоплазмой. Незадолго до выхода имаго можно установить начало функционирования имагинальных жировых клеток. В них возникают и накапливаются жировые капли и гликоген (рисунок, *Ж*). Жировое тело имаго мухи комнатной мало отличается от жирового тела куколки и состоит из разрушающихся свободных клеток личиночного жирового тела и развивающихся и в дальнейшем функционирующих у взрослых мух имагинальных жировых клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Ермоленко С. Ф. 1963. Гистологическое и гистохимическое исследование жирового тела в связи с созреванием гонад у хищного жука Cryptolaemus montrouzieri Muls. (Coleoptera, Coccinellidae), Энт. обозр., т. 42, в. 1.

Куприянова Е. С. 1960. Чувствительность к ДДТ и жировой обмен самок Calliphora erythrocephala Mg. на разных стадиях первого цикла овогенеза. В сб.: «Устойчивость членистоногих к инсектицидам». М.

Её же. 1963. К изучению физиологии синантропных мух и их чувствительности к инсектицидам (жировые резервы Musca domestica L. на различных стадиях овогенеза). Вестн. МГУ, сер. биол.-почв., № 2.

Ларченко К. И. 1956. Закономерности онтогенеза насекомых. Энт. обозр., т. 35, в. 3.

Пирс С. 1962. Гистохимия. М.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. 1957. Микроскопическая техника. М.

Солодовникова О. И. 1967. Роль жировой ткани в цикле развития синантропных мух. Зоол. журн., т. XLVI, в. 2.

Царичкова Д. Б. 1968. Жировое тело комаров рода Aёdes в связи с питанием и созреванием половых продуктов. Автореф. канд. дисс. К.

Butterworth F., Bodenstein D., King R. 1965. Adipose tissus of Drosophils melanogaster. I. An experimental study of larval fat body. J. Exptl. Zool., v. 158, № 2.

Cwilich R., Mer G. 1954. Determination of the age of the housfly Musca domestica vicina Macq. by the persistance of larval fat body cells in the imago. Riv. parasit.. v. 15, № 4.

Dăhlhelm D. 1967. Die Entwicklung des Fettkörpers bei der Larva von Calliphora erythrocephala Meig. Biol. Zbl., Bd. 86, № 3.

Evans A. 1935. Some notes on the biology and physiology of the Sheep Blowfly Lucilia sericata Meig. Bull. Ent., Res., v. 26.

Evans J. 1967. Development and ultrastructure of the fat body cells and oenocytes of the queensland fruit fly, Dacus tryoni (Frogg.), Ztsch. Zellforch., Bd. 81, № 1.

Hollande A. 1914. Formation endogénes des cristalloides albuminoides et des urates des cellules adipeuses des chemilles de Vanessa io et Vanessa urticae. Arch. zool. exptl. et gén., v. 53.

Kilby B. A. 1963. The biochemistry of the insect fat body. В кн.: «Advances in Insect Physiology». Academie press London and New York.

Martin M., Kinnear J., Thomson J. 1969. Developmental changes in the late larva of Calliphora stygia. II. Protein Synthesis. Austral. J. Biol. Sci., v. 22, № 4.

Monawar A., Shafiq S. 1965. Metamorphosis of fat body in the housefly Musca vicina, Macquart (Diptera: Muscidae). I. The fat cells of the fully grown larva. Pakistan J. Scient. Res., v. 17, № 1.

Stay B. 1959. Histochemical studies on the blowfly Phormia regina (Meigen). I. Distribution of glycogen and lipoid during the larval and pupal stages. J. Morph., v. 105, № 3.

Wiesmann R. 1963. Untersuchungen über den larvalen und imaginalen Fettkörper der Imago von Musca domestica. Mitteil. der Schweizerischen entomol. Gesellschaft., Bd. 35, № 3—4.

Wimer L., Lumb R. 1967. Lipid composition of the developing larval fat body of Phormia regina. J. Insect Physiol., v. 13, № 6.

Wimer L. 1969. A comparison of the carbohydrate composition of the hemolymph and fat body of Phormia regina during larval development. Compar. Biochem. and Physiol., v. 29, № 3.

Zakolska A. 1929. Recherches histochimiques sur le lissu adipeux des larves et des nymphes de Tenebrio molitor. Kosmos, R. 53.

Поступила 5.IV 1972 г.

DEVELOPMENT OF FATTY BODY IN PREIMAGINAL STAGES OF *MUSCA DOMESTICA* L. (DIPTERA, MUSCIDAE)

L. V. Karpenko

(State University, Kiev)

Summary

The fatty body of *Musca domestica* L. consists of two formations different in origin, structure and partialy, in functions: uninuclear larvae and binuclear imaginal fatty cells. In the larvae of the I age reserve substances in a form of fatty drops are not accumulated. Only after the second moult the number and size of fatty vacuoles increases rapidly. During nutrition of a larvae the size of trophocytes increases from age to age. Not long before cessation of nutrition glycogen is accumulated in the trophocytes. In a prepupa a new type of inclusions — small protein-glycogen granules appear. Reserves of the fatty body in pupae are presented by big fatty-glycogen granules, small protein-glycogen granules, cytoplasm glycogen and a small number of fatty drops. Cells of the imaginal fatty body, anlages of which are met even in larvae in the second part of the pupa development period are between the larva trophocytes. Some days before imago appearance the beginning of their functioning may be established: fat and glycogen appear and then are accumulated in them.